Aus dem anatomisch-biologischen Institut zu Berlin.

Biologische Beiträge zur Frage der Überwinterung der Ascidien.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde.

Genehmigt

von der philosophischen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin.

Von

Heinz Kerb

Berlin.

Tag der Promotion: 5. Juni 1908.

Sonder-Abdruck
aus dem
Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte
Bd. 72. 1908.
Verlag von Friedrich Cohen in Bonn.

179

Referenten:

Professor Dr. F. E. Schulze

Professor Dr. K. Möbius.

Mit Genehmigung der hohen Fakultät

kommt hier die Arbeit ohne Tafeln zum Abdruck.

Aus dem anatomisch-biologischen Institut zu Berlin.

Biologische Beiträge zur Frage der Überwinterung der Ascidien.

Von

Heinz Kerb.

Einleitung.

I. Eigene Beobachtungen 3
a) Material und Versuchsanordnung 3
b) Bau der Winterknospen 4
c) Schicksal der Winterknospen 6
d) Bildung der Winterknospen 9
II. Literatur und Vergleich der eigenen Befunde mit denen anderer Autoren 10
III. Wissenschaftliche Verwertung 13
a) Biologische Bedeutung 13
b) Morphologische Bedeutung 17

Regeneration, d. h. die Fähigkeit, kleinere oder grössere in Verlust geratene Teile des Organismus zu ersetzen, finden wir in allen Reichen, wie jüngst Przibram besonders betont hat: ihre Hauptverbreitung liegt aber in der organischen Welt. Die Extensität dieser Vorgänge wechselt in weiten Grenzen: mag sie den enormen Umfang annehmen, dass ein minimales Körperteilchen zur Neubildung des ganzen Organismus befähigt ist, oder sich auf die sogenannte Wundheilung beschränken. Bis vor kurzem unterschied man zwei Modi solcher Regenerationen (Roux, Barfurth). Einmal: Regeneration durch Sprossung, bei der das Regenerat sich direkt an die Wunde anschliesst und als solches nur am Wundrande durch verändertes Aussehen imponiert. Zweitens: Regeneration, bei der es nicht zur Neubildung von Zellen kommt, vielmehr das vorhandene Material umdifferenziert wird (Morgans „Morphallaxis“).

Alle bisher beobachteten Regenerationsphänomene liessen sich unter diese beiden Typen bringen. Da erschien im Jahre 1906 eine Arbeit von Driesch, in der er einen neuen, ganz andersartigen

Modus der Regeneration bei der Ascidie Clavellina lepadiformis beschrieb. Der von ihm beschriebene Regenerationsmodus nach vorheriger Einschmelzung war nicht in das bisherige System einzuordnen und erregte daher berechtigtes Aufsehen. So völlig neu war dieser Vorgang, und so gross war demgemäss das Aufsehen, das er hervorrief, dass er selbst in den Kreisen der menschlichen Pathologen (Albrecht, 1907) diskutiert wurde und zu mancherlei Schlüssen und Vermutungen Anlass gab.

Und in der Tat mutet einen dieser Prozess ganz eigenartig an.

Driesch beschreibt, dass sich bei seinen Versuchen, die er im Oktober und im Januar in Neapel anstellte, Exemplare der kleinen sozialen Ascidie Clavellina lepadiformis Müller, wenn er sie in zirkulationslosen Aquarien hielt, rückbildeten. Die Rückbildung ging soweit, dass sie schliesslich ein Ellipsoid darstellten, an dem keinerlei Organe mehr zu erkennen waren. In diesem Stadium höchster Reduktion verharrten sie einige Zeit, worauf plötzlich aus den Ellipsoiden neue kleine Clavellinen entstanden. Und zwar liess sich nicht nur an Kiemenkörben, die er vom übrigen Körper getrennt hatte, sondern auch an intakten Tieren dieser Vorgang beobachten. In sonderbarem Gegensatz dazu misslangen ihm alle Versuche gleicher Art, die er im Sommer angestellt hatte. Als Grund führt er an, die Tiere wären wegen ihrer Geschlechtsreife zu hinfällig für diesen komplizierten Vorgang gewesen.

Über die feineren histologischen Verhältnisse, die sich bei diesen eigenartigen Involutions- und Regenerationsvorgängen darstellten, war nichts bekannt,[1]) und so schien es eine dankbare Aufgabe, diese zum Gegenstand einer eingehenderen Untersuchung zu machen.

---

[1]) Unmittelbar vor Abschluss dieser Arbeit erscheint eine solche von E. Schultz, die sich mit einer Nachprüfung der Drieschschen Versuche an abgeschnittenen Kiemenkörben befasst und auch die histologischen Verhältnisse bei den Involutions- und Regenerationsvorgängen berücksichtigt. Das letzte Stadium der Involution ist ihm nicht zur Beobachtung gekommen, auch deutet er ein unmittelbar im Tunicinmantel liegendes epitheliales Rohr als Rest eines Kiemenkorbes (?). Ein näheres Eingehen auf diese Arbeit ist mir leider nicht mehr möglich, auch handelt es sich ja bei den Untersuchungen von Schultz um das Verhalten der amputierten Kiemenkörbe, während diese Arbeit sich mit den intakten Tieren beschäftigt.

I. Eigene Beobachtungen.

a) Material und Versuchsanordnung.

So stellte ich denn im anatomisch-biologischen Institut in Berlin Versuche an, ob sich unter den ungünstigen Bedingungen des Laboratoriums die Phänomene würden hervorrufen lassen, um an dem so gewonnenen Material die Grundlagen dieser Prozesse eingehender zu studieren Das Ascidienmaterial verdanke ich der reundlichkeit des Herrn Professor Dr. Yves Delage in Roscoff, der es mir in Glasgefässen mit Seewasser zugehen liess. Es traf fast durchweg in bestem Zustande hier ein.

Die Versuchsanordnung war eine sehr einfache: in kleinen, teils offenen, teils geschlossenen Glasbehältern hielt ich die isolierten Clavellinen in demselben Seewasser, in dem sie gekommen waren.

Diese Versuche, die ich im Frühjahr 1906 anstellte, schlugen sämtlich fehl. Die Tiere gingen alle in etwa Monatsfrist zu Grunde. Kein Körper, der sich mit den von Driesch beschriebenen Ellipsoiden hätte vergleichen lassen, hatte sich gebildet. In einzelnen Fällen wurde eine stoloniale Knospe gebildet, die als Kümmerform noch recht lange in dem kleinen Aquarium lebte.

Zur genaueren Nachprüfung der Drieschschen Versuche schien der Besuch einer biologischen Station indessen unerlässlich, und so setzte ich denn meine Studien in Bergen in Norwegen fort, weil man dort nicht mit der Schwierigkeit zu hoher Sommertemperaturen zu kämpfen hat, und die Clavellinen, wie ich aus eigener Erfahrung wusste, in grossen Mengen in der Nähe zu finden sind.

Auch die — weit über hundert — Versuche, die ich in Bergen von August bis Oktober in ähnlicher Weise wie in Berlin anstellte, zeigten nicht das von Driesch beschriebene Phänomen. Die Tiere begannen wenige Tage nach ihrer Isolierung sich in ihren Tunicinmantel zurückzuziehen, sie schnürten dann den zu lang gewordenen Mantel durch eine Querfurche ein und stiessen das abgeschnürte Stück in Form einer Zellulosekugel ab. Denselben Vorgang wiederholten sie dann noch einmal. Damit schienen aber ihre Hilfsmittel gegenüber der Ungunst der Lebensbedingungen erschöpft zu sein: sie starben ab, unfähig ihr Leben

länger zu fristen. In einzelnen Fällen allerdings beobachtete ich auch hier, dass sie mit ihrer letzten Kraft auf stolonialem Wege eine Knospe bildeten, die dann unter Umständen noch mehrere Wochen ihre zwerghafte, kümmerliche Existenz führte.

Es war Mitte Oktober, da bemerkte ich, dass eine starke Kultur, die ich im Aquarium mit unregelmässiger Zirkulation seit drei Wochen gehalten hatte, abgestorben war, und dass zwischen den Tunicinresten der Clavellinen eine ziemlich dichte Kruste weisser, etwas mehr als stecknadelkopfgrosser Körperchen den Zweig, auf dem sich die Clavellinen angesiedelt hatten, überzog. War diese Erscheinung normal, oder war sie durch die Bedingungen des Aquariums herbeigeführt, oder sollten diese Körperchen etwa mit den Drieschschen Rückbildungsellipsoiden identisch sein? Ich suchte, um dies festzustellen, den Ort auf, wo ich mein Material zu sammeln pflegte, und fand dort all die Stellen, die vorher erfahrungsgemäss mit Clavellinen dicht bedeckt waren, von eben solchen Gebilden überzogen. Hin und wieder war dazwischen ein verrotteter Zellulosemantel, kaum noch als solcher zu erkennen, sichtbar.

Die Tunicatenliteratur enthält keinerlei Angaben über den Verbleib dieser Ascidie während des Winters, und auch spezielle faunistische Werke (Huitfeld) registrieren nur die Tatsache des Fehlens dieser Form in den Wintermonaten und das Wiederauftreten an genau denselben Stellen zu Beginn des Sommers. Gleiche Angaben erhielt ich auf den biologischen Stationen von Bergen und Helgoland. Ich glaubte deshalb, diese weissen Körperchen, die von Oktober ab für die ausgewachsenen Clavellinen zu vikariieren begannen, als Winterzustände dieser Ascidie auffassen zu sollen.

b) Bau der Winterknospen.

Die weissen Knöpfchen stehen isoliert in Gruppen von drei, auch wohl bis zu zehn Exemplaren zusammen; in diesem Falle sind sie durch einen Strang miteinander verbunden. Der Strang, der die Verbindung der einzelnen Körperchen bildet, ist selten zylindrisch; meist ist er an der Oberfläche gewölbt, unten aber abgeplattet, indem er sich ganz den Formen der Unterlage anschmiegt, Pflanzen und Gesteinskörper überzieht und umwächst,

in Ritzen eindringt, stets der Unterlage fest aufsitzend und nur gewaltsam abzulösen. Selten ist der Strang unverzweigt, meist teilt er sich dichotomisch, ein Vorgang, der sich bei den Nebenzweigen wiederholen kann. Das Ende des Stranges wird stets von einer Gruppe der kleinen weissen Knöpfchen eingenommen. In ganz seltenen Fällen gelingt es, diese Winterknospen im Zusammenhang mit den Mutterclavellinen zu beobachten, wie es Figg. 1—3 darstellen. Es zeigt sich dann, dass der die Einzelkörperchen verbindende Strang nichts anderes ist als ein Stolo, der vom basalen Ende der Clavellina seinen Ursprung nimmt und je nach seiner Länge und der Richtung seines Wachstums den Anschein erweckt, als ob die Knospen der Ascidie aufsitzen oder mit ihr durch einen längeren oder kürzeren Strang verbunden sind. Eine jede „Gruppe" leitet sich also von einem einzigen Muttertiere ab.

Wenn man das Äussere dieser isolierten Knospen betrachtet, erinnert einen nichts an ihre Zugehörigkeit zu den Ascidien. Es ist daher nicht zu verwundern, dass ihre Natur allgemein unbekannt blieb. Bei mikroskopischer Betrachtung stellen sich die einzelnen Knospen als ein System von Kammern dar, die (vergl. Fig. 4) in geraden Reihen oder auch kreisförmig angeordnet, von einem Zellulosemantel umgeben und mit lockerem Material in der Regel prall gefüllt sind. Die Wandungen (vergl. Figg. 4 und folgende) sind von Epithel ausgekleidet. Die Kammern kommunizieren untereinander durch Öffnungen, die ganz eng sein können — in diesem Fall kann man die Grenze der einzelnen Kammer mit Leichtigkeit angeben —, oder die fast den Durchmesser einer Kammer erreichen können: dann kann man mit demselben Recht von einer wie von zwei resp. mehreren Kammern sprechen.

Der Zellulosemantel ist von homogener, durchscheinender Konsistenz und weit dichter und fester als bei der erwachsenen Clavellina. Seine Dicke ist im allgemeinen annähernd konstant, doch kommen auch manchmal recht bedeutende Unterschiede vor, namentlich wenn eine Fläche mit einem Fremdkörper fest verwachsen ist. An diesen Flächen ist der Mantel meist schwächer entwickelt: das Tier macht sich den Schutz, den es ohnedies durch den Fremdkörper geniesst, zunutze. Es finden sich reichlich Zellen in dem Mantel, die sich aus dem Kammer- bezw. Stoloepithel ergänzen. Sie sind von kugeligem, blasigem Bau mit

einem mittelständigen Kern. Auch Faserzüge finden sich im Mantel, die seine Festigkeit wohl bedeutend verstärken. Diese Fasern streichen parallel den Wandungen und liegen an den Biegungen der Kammern zu besonders dichten Zügen angeordnet (Fig. 12), Gefässe finden sich im Mantel nicht vor. Während das den Mantel der normalen Clavellina auskleidende Epithel gewöhnlich Plattenepithel und nur ausnahmsweise von kubischer Gestalt ist, zeigt das diesem entsprechende einschichtige Mantelepithel der Winterknospe stets kubischen Bau und kleidet sowohl Knospen wie Stolonen aus; es besitzt einen sehr zarten Cuticularsaum. Die Zellen sind in geringem Maße mit körnchenförmigen Einschlüssen, mit Dottermaterial, versehen. Die Kerne liegen meist in der basalen Hälfte der Zellen. Ein Unterschied in der Form der Zellen, etwa den Verhältnissen bei den Muttertieren entsprechend, ist weder in den Kammern noch in den Stolonen zu konstatieren.

Die vollkommen unsymmetrisch gebauten Knospen wie das Lumen der Stolonen sind dicht gefüllt mit Zellmassen, die ungeheure Mengen Dottermaterial in sich aufgespeichert haben. Der Dotter, dessen chemische Beschaffenheit noch nicht näher untersucht wurde, ist wohl als ein fettähnlicher Körper aufzufassen, da er stark lichtbrechend ist und sich bei Behandlung mit Osmiumtetroxyd schwärzt. Die Dotterzellen haben meist kugeligen Bau und sind so dicht mit Dotterkörnchen gefüllt, dass es oft schwer fällt, den kleinen, meist mittelständigen Kern zu entdecken, zumal sich eine spezifische Kernfärbung selbst mit Safranin nur sehr schwer herstellen lässt, da die Dotterpartikelchen stets Kernfärbestoff sehr leicht annehmen. Manchmal — aber keineswegs immer — lässt sich eine morulaähnliche Anordnung solcher Dotterzellen zu Zellpaketen beobachten, die dann meist in grösserer Zahl das Lumen der Kammern füllen.

c) Schicksal der Knospen.

Von diesen Winterknospen nahm ich mir reichlich lebendes Material mit nach Berlin, um dort die definitive Bestätigung meiner Hypothese zu bekommen, dass es sich in diesen Gebilden wirklich um Dauerzustände der Clavellina handele, sodann auch, um einige Einblicke in die Entwicklung der jungen Clavellina aus diesen Knospen zu erlangen.

Mehrere Monate hindurch war äusserlich an dem Material, das in dem mitgebrachten Seewasser gehalten wurde, keinerlei Veränderung wahrzunehmen, höchstens, dass das Gewebe des Tunicinmantels sich etwas zu lockern, zu quellen begann. Da — im Januar — erschienen ganz plötzlich die ersten kleinen Clavellinen fix und fertig, unten noch mit den Knospenresten in festem Zusammenhang. Unter den ungünstigen Bedingungen, unter denen die Tiere naturgemäss gehalten wurden, blieben die gezüchteten Exemplare immer Kümmerformen. Versuche, die Tiere in künstlichem Seewasser zu halten, versagten völlig. Während die im warmen Laboratorium gehaltenen Winterknospen schon im Januar ihre Entwicklung beendet hatten, pflegt es normalerweise in der freien Natur erst Ende Mai — Anfang Juni zu geschehen, wie ich an Material, das mir regelmässig aus Bergen in konserviertem und frischem Zustaude geschickt wurde, beobachten konnte. Dazu stimmen auch die Angaben, die ich in der Helgoländer Station erhielt, dass man die Tiere erst wieder im Juni finden könne. Die äusserliche Betrachtung der Clavellinen förderte also keinerlei Ergebnisse über die Entwicklungsvorgänge zutage. Für die mikroskopische Betrachtung diente mir zunächst das von mir gesammelte Material. Um aber sicher zu sein, keine Abnormitäten zu untersuchen, wie sie ja unter den abnormen Bedingungen im Laboratorium leicht hätten entstehen können, liess ich mir allmonatlich sowohl frisches wie konserviertes Material von der Bergener Station schicken. Als günstiges Konservierungsmittel erwies sich neben Osmiumgemischen, die wegen ihrer starken Färbung des Dottermaterials sich unzweckmässig erwiesen, die Carnoysche Flüssigkeit (Alkohol-Chloroform-Eisessig im Verhältnis 6 : 3 : 1).

Ein lückenloses Material für die Entwicklung der Knospen zu erhalten, erwies sich als ausserordentlich schwer. Die Tiere entwickeln sich weder im Laboratorium noch an Ort und Stelle alle in dem gleichen Tempo, und man findet häufig zu gleicher Zeit schon in der Entwicklung beträchtlich fortgeschrittene Knospen und solche ohne jede Anlage. Dazu kommt, dass diese verschiedenen Stadien sich äusserlich gar nicht unterscheiden und die Körperchen einen völlig unsymmetrischen Bau zeigen.

So bin ich auch noch sehr weit davon entfernt, ein vollständiges Bild der Entwicklung bieten zu können, obwohl ich

mehr als 40 Knospen nicht nur, sondern Knospengruppen in Schnittserien zerlegte.

Das unzweifelhaft erste Stadium, das sich unter meinen Augen im Aquarium gebildet hatte, und das ergänzt wurde durch die von mir Mitte Oktober im Freien gefundenen Objekte, zeigte — ersteres völlig, letzteres in der grossen Mehrzahl — den oben beschriebenen einfachen Bau aus Mantel, Epithel und Dottermasse (Fig. 5).

Dem schloss sich ein Stadium an, in dem sich schon einige Exemplare des Oktobermaterials befanden, dann die Hauptmasse des Novembermaterials, auch noch Knospen, die im Dezember und Januar konserviert waren. Es zeigte sich sehr weit seitlich, ganz in der Nähe des Mantelepithels, ein einfaches, einschichtiges, an beiden Enden blindgeschlossenes Röhrchen von etwa 50 μ Länge von kubischen Zellen gebildet (Figg. 8 und 9).

Lange war ich im Dunkeln über die Entstehung dieses Rohres, bis es mir an einem Exemplar gelang, seine Entstehung aus dem Knospenepithel deutlich zu beobachten (Fig. 7). Dass ich nur in diesem einen Fall den Zusammenhang nachweisen konnte, ist sicherlich so zu erklären, dass es sehr bald unterbrochen wird, und sich das Rohr nun, sei es lediglich durch Teilung seiner Zellen, indem das Mesenchym als Nahrung dient, sei es unter aktiver Unterstützung durch das Mesenchym, zur kleinen Ascidie weiterentwickelt.

Ein drittes Stadium zeigt das Bild dieses Rohres, das sich jetzt aber in zwei Röhrchen gegabelt hat, die nach einer kurzen Strecke sich wieder zu einem vereinigen, so dass etwa dieses Bild entsteht: (Vergl. Figg. 10 bis 12).

Von nun an wird das Bild recht kompliziert, und so ist es mir, trotz der Fülle meines Materials, noch nicht geglückt, eine einheitliche Vorstellung von den nun folgenden Entwicklungsvorgängen zu erhalten.

Ein relativ sehr spätes Stadium, das immerhin schon mehrere Monate vor dem vermutlichen Auftreten der erwachsenen Clavellina liegt, ist jenes, auf dem schon sämtliche Organe angelegt sind und nur Ingestions- und Egestionsöffnung gegen die Aussenwelt noch durch den sich um die beiden Stellen allmählich verdünnenden Zellulosemantel abgeschlossen sind (Figg. 13 und 14).

Ausserlich imponiert das Tier immer noch als eine — allerdings etwas gequollene und durch das allmähliche Aufzehren der Dottermassen durchscheinendere — Winterknospe.

Die Kommunikation mit der Aussenwelt wird schliesslich dadurch erzielt, dass an den beiden erwähnten Stellen der Mantel als ein Zellulosepfropf ausgestossen wird.

d) Bildung der Winterknospen.

Über die Herleitung des die Knospen und Stolonen auskleidenden Epithels kann kein Zweifel bestehen. Hier wie auch bei der sommerlichen Knospung kommt als Ausgangsgewebe wohl nur das den Zellulosemantel auskleidende Epithel in Frage. Auf dieses Epithel ist auch in letzter Linie der Tunicinmantel zurückzuführen, indem er, ursprünglich als cuticulare Ausscheidung des Epithels entstanden, von einwandernden Zellen verstärkt wird.

Woher leitet sich aber das dotterreiche Füllgewebe der Knospen? Es liegt nahe, anzunehmen, dass in gleichem Maße, wie das Muttertier zerfällt, sich die Dauerknospen mit dem freiwerdenden Material der Mutter füllen. Dass dem nicht so sein muss, dafür sollte mir der abnorm warme Herbst dieses Jahres Beweismaterial bringen. Ende Oktober besuchte ich, einer Anregung des Herrn Geheimrat Möbius folgend, Helgoland, um festzustellen, ob sich dort Winterknospen der Clavellina fänden, die biologischen Verhältnisse, die ihre Bildung dort veranlassten, zu untersuchen und mir womöglich recht junge Stadien davon zu konservieren. Über die hydrographischen Verhältnisse, unter denen die Tiere dort vorkommen, werde ich weiter unten näher berichten. Hier interessiert nur der Umstand, dass ich tatsächlich Material fand, bei dem Muttertier und Winterknospe durch einen mehr oder weniger langen Stolo noch in Verbindung waren. Auf Schnitten zeigte sich nun, dass das den Stolo auskleidende Epithelrohr zwar vielerorts schon obliteriert war, gleichwohl das Muttertier noch völlig intakt und mit sämtlichen Organen versehen war. Diese merkwürdige und vorher noch nie von mir beobachtete Tatsache, dass neben den fertigen Winterknospen völlig erhaltene und funktionierende Muttertiere vorkommen, findet wohl am zwanglosesten darin ihre Erklärung, dass zur bestimmten Jahreszeit das Muttertier Winterknospen zu produzieren begann, während die darauf folgende milde Witterung

ihr eigenes Absterben noch nicht erforderlich machte. So fanden sich denn zu einer Zeit, wo in anderen Jahren keine erwachsenen Clavellinen — auch nach Aussage des Fischers, der seit 15 Jahren im Dienst der Station steht — mehr zu finden sind, neben den gewohnheitsmässig zur rechten Zeit — für dieses Jahr verfrüht — gebildeten Winterknospen erwachsene Tiere. Die Knospen selbst hatten völlig das Aussehen normaler Winterknospen, gedrängt voll von dotterhaltigem Mensenchym. An manchen Exemplaren waren schon Spuren einer Entwicklung sichtbar, in Gestalt feiner, von kubischem Epithel gebildeten Röhrchen, in unmittelbarer Nähe des die Knospe auskleidenden Epithels. Es ist einleuchtend, dass in diesen Fällen, wo das Muttertier noch mit all seinen Organen in Funktion war, Zerfallsprodukte der Organe dieses Tieres die Füllmasse der Knospen nicht hervorgebracht haben können. Man wird also wohl nicht fehlgehen, wenn man in dieser Füllmasse Mesenchymzellen der Mutter oder Derivate davon sieht.

II. Literatur und Vergleich der eigenen Befunde mit denen der anderen Autoren.

Obwohl weder auf den von mir besuchten biologischen Stationen das Phänomen der Winterknospenbildung bei der Clavellina bekannt war, noch sich in der einschlägigen Literatur eine Erwähnung, geschweige denn eine Beschreibung davon finden liess, glaube ich nicht der erste zu sein, der diese Körper gesehen und richtig gedeutet hat. Ein intensives Literaturstudium führte mich nämlich auf eine ganz kurze Mitteilung von Caullery und Giard, die, obwohl ohne Figuren und in wesentlichen Punkten von meinen Befunden abweichend, sich doch wohl ohne Zweifel mit denselben Gebilden beschäftigt. Die Forscher erklären: „Comme les stolons normaux, les stolons d'hivernage renferment un prolongement du tube épicardique (cloison stoloniale) . . .“, während ich, wie oben ausgeführt, in den jüngsten Knospen keinerlei Anlagen eines Stoloseptums habe entdecken können. Ich kann mir diese differente Beobachtung nur dadurch erklären, dass den Forschern nicht die jüngsten Stadien vorgelegen haben.

Dies „Stoloseptum“ spielt bei der stolonialen Knospung der Ascidien eine grosse Rolle. Es ist eine zellige Scheidewand, die

von Kowalevsky zuerst beobachtet wurde und als ein aus einem Rohr durch Abplatten entstandener Strang, entsprechend seiner Abstammung aus zwei Zellschichten bestehend, beschrieben wurde. In der Entwicklung der aus Knospen entstandenen Individuen hat dieser Strang eine grosse Bedeutung, indem fast sämtliche Organe sich auf ihn zurückführen lassen. Nach Seeliger, der speziell auch die Clavellina monographisch bearbeitet hat, und dem wir die wichtigsten Aufschlüsse über die Entwicklung der Knospen verdanken, ist die Entstehung dieser Scheidewand noch strittig. Er selbst leitet sie vom Pericard, van Beneden und Julin vom Epicard des Muttertieres ab. Im Zusammenhang mit diesen Organen beobachtet ist sie aber nach Seeliger bisher in keinem einzigen Falle, so dass die Möglichkeit ihrer Ableitung aus dem Mantelepithel immerhin zu diskutieren wäre.

Es ist ohne weiteres einleuchtend, dass es mein erstes Bestreben sein musste, die Winterknospen mit den namentlich von Seeliger beschriebenen stolonialen Knospen derselben kleinen Ascidie zu vergleichen, um sie womöglich auf diese zurückzuführen.

Zu dem Befund, dass die Muttertiere absterben, die Knospen sich also ohne Zusammenhang mit einer erwachsenen Ascidie entwickeln, leitet die von Seeliger beschriebene Tatsache der „Frustelbildung“ über, bei der der einzige Zusammenhang zwischen Muttertier und Knospe ja nur durch den Tunicinmantel vermittelt wird. Von diesem Stadium wäre ja der Schritt zur völligen Emanzipierung der Knospen nur ein kleiner.

Noch durch einen anderen Befund schien eine Annäherung der beiden Knospenformen bei der Clavellina möglich: die mit dotterhaltigen Mesenchymzellen dicht gefüllten Kammern erinnern sehr stark an die von Seeliger beschriebenen „Nährkammern“. Beide sind von einem einschichtigen Epithel ausgekleidet, beide prall mit Mesenchymzellen gefüllt, beide lassen ein „Stoloseptum“ vermissen. Aber was die beiden Gebilde wesentlich unterscheidet, ist der Umstand, dass Seeligers Angaben zufolge solche „Nährkammern“ die eigentlichen Knospenanlagen begleiten, nie aber selbst in sich Anlagen entstehen lassen, da ja bei den Sommerknospen — ich will sie zum Gegensatz zu den „Winterknospen“ kurz so nennen — die Anlagen fast sämtlicher Organe des jungen

Tieres von der entodermalen Lamelle resp. dem entodermalen Rohr abgeleitet werden; bei den Winterknospen dagegen entwickeln sich, obgleich sich keine Spur eines Stoloseptums darin findet, die jungen Anlagen innerhalb der mit mesenchymatischen Elementen gefüllten Kammern.

Wegen des Mangels eines Stoloseptums könnte man die Winterknospen auch den von Seeliger beschriebenen Nebenästen des Stolo prolifer der Clavellina vergleichen. Aber aus eben diesem Grunde, des fehlenden Stoloseptums wegen, hält Seeliger es für unwahrscheinlich, dass sich aus ihnen junge Tiere entwickeln.

Bei der Bedeutung, die das Stoloseptum für die Entwicklung der Sommerknospen hat, ist es klar, dass ich bei der Durchsicht der Schnittserien meine volle Aufmerksamkeit auf das Auffinden eines Stoloentoderms richtete. Manchesmal glaubte ich bei schwächerer Vergrösserung eine solche wahrnehmen zu können, aber immer stellte sich bei der Nachprüfung mit stärkerer Vergrösserung heraus, dass es wirr und regellos durcheinandergehende mesenchymatische Zellstränge waren, die mir das Bild des Stoloseptums vorgetäuscht hatten.

Mit diesem Befund fällt nun auch der Versuch der Anknüpfung an die „Frustelbildung“ in sich zusammen, denn auch hier soll es ja das Stoloseptum sein, von dem die Entwicklung ausgeht.

Wie gross auch zunächst meine theoretischen Einwendungen dagegen waren, ich musste mich mit dem Gedanken befreunden, dass die junge Ascidie einzig und allein aus dem Mesenchym und dem Ektoderm des Muttertieres hervorgehe.

Viele der Winterknospen, die ich im Oktober im Freien gesammelt hatte und in Schnittserien untersuchte, zeigten allerdings schon Knospenanlagen in Gestalt von einschichtigen epithelialen Röhren. Es war die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass ich es in diesen Röhren mit den Resten des Stoloentoderms zu tun hätte, dessen übrige Teile obliteriert wären. Die wenigen Kammern ohne jede Anlage wären dann als sterile zu deuten gewesen. Doch von den Winterknospen, die sich innerhalb dreier Wochen unter meinen Augen im Aquarium gebildet hatten, und die genau das Aussehen der in der freien Natur gefundenen zeigten, ja, die es mir erst ermöglichten, die weissen Körperchen im Meere als Winterknospen der Clavellina

anzusprechen, bot nicht eine einzige eine Spur von einer Anlage. Es wäre mehr als gesucht, wollte man all diese für steril halten, zumal ich von demselben Material sich eine Fülle kleiner Clavellinen entwickeln sah. Für steril würde ich vielmehr die von mir sehr selten beobachteten tauben Kammern halten, wie sie Fig. 6 darstellt.

Und so glaube ich denn mit einer an Sicherheit grenzenden Wahrscheinlichkeit als Tatsache feststellen zu können, dass die aus der Winterknospe entstehende Clavellina sich nur aus Mesenchym und Ektoderm des Muttertieres herleitet.

III. Wissenschaftliche Verwertung der Befunde.

a) Biologische Bedeutung.

Die Tatsache der Winterknospenbildung bei der Clavellina lepadiformis legt einem den Vergleich dieser Dauerformen mit denen anderer Metazoen nahe. Wir werden an die Statoblastenbildung bei Bryozoen, an die Gemmulabildung bei Spongien erinnert. Nicht nur lässt ihre physiologische Bedeutung die Winterknospe als eine dem Statoblasten analoge Bildung erscheinen, auch der anatomische Bau weist eine verblüffende Ähnlichkeit auf. Eine feste Hülle — in dem einen Falle chitinös, in dem anderen aus Zellulose — umschliesst die eigentliche Dauerknospe, in deren Aufbau sich eine dotterreiche, zellhaltige Masse und ein sie umhüllendes Epithel teilen.

Doch nun die physiologische Bedeutung: welcher Art ist sie, worin besteht sie? Sind es die gleichen oder ähnliche Faktoren, wie sie die Statoblasten der Bryozoen, die Gemmulae der Spongien hervorrufen, die die Clavellina zur Winterknospenbildung veranlassen? Ein wichtiger Unterschied erschwert es scheinbar, dieselben Ursachen für diese so ähnlichen Erscheinungen in Anspruch zu nehmen. Sowohl Statoblasten- wie Gemmulabildung ist bisher ausschliesslich bei Süsswasserbewohnern beschrieben worden, wenn ich an dieser Stelle von einer vereinzelten Mitteilung von Topsent über das Vorkommen von Gemmulabildung bei marinen Calcispongien einmal absehen darf, zumal diese keinerlei biologische Notizen enthält. Im allgemeinen gilt jedenfalls der Satz — und zwar, wie ich meine, durchaus zu Recht —, dass es die eigentümlichen chemo-physikalischen

Verhältnisse des süssen Wassers sind, an die sich Bryozoen wie Spongien angepasst haben. Man wird hier vornehmlich an die Bedingungen denken, wie sie der Wechsel der Jahreszeit mit sich bringt: an das Austrocknen von Tümpeln, Gefrieren von Gewässern, das Absterben der Pflanzenwelt und die Verpestung des Wassers durch die Fäulnisprodukte.

Wie aber im Meer, wo doch im allgemeinen diese Faktoren nicht zu wirken pflegen?

Eine hydrographische Betrachtung der Fundstellen der Clavellina wird darüber Auskunft geben.

Wie erwähnt, fand ich die Winterknospen der Clavellina an der Westküste Norwegens; ein späterer Aufenthalt auf Helgoland liess sie mich dort wiederfinden. An der norwegischen Küste kommen die Ascidien unter ganz eigentümlichen Verhältnissen vor. Sie finden sich in ruhigen bis 12 m tiefen Buchten in der Nähe der Mündungen der Fjorde. Ein ganz seichter Kanal bildet meist die einzige Kommunikation mit diesen. Der Boden dieser sogenannten „Poller" ist häufig mit Seegras, Zostera marina, bewachsen, auf dem sich die Clavellina mit Vorliebe ansiedelt. Diese Meeresbecken, deren Hydrographie wegen der in ihnen betriebenen Austernzucht besonders gründlich erforscht ist (Helland-Hansen), bedecken sich im Winter mit einer Eisschicht, der Pflanzenwuchs beginnt im Herbst abzusterben, verrottet, sättigt von unten aufsteigend das Wasser mit Schwefelwasserstoff, indem in gleichem Maße der Sauerstoff verdrängt wird. Es sind dadurch hydrographische Bedingungen geschaffen, die denen des Süsswassers aufs Haar gleichen. Alle festsitzenden Organismen sind dem Untergang geweiht, die nicht imstande sind, in einer minima vita die ungünstige Zeit zu überdauern.

Auf Helgoland fand ich im Herbst vorigen Jahres die Winterknospen auch wieder, und auch hier sind es äussere Bedingungen, die man für diese Bildung verantwortlich machen kann. Die Tiere kommen hier an der Westküste in der Gezeitengrenze vor. Sie sind hier nicht nur starken Temperatur- und Salzgehaltschwankungen ausgesetzt, sie werden auch häufig trockengelegt und frieren im Winter oft gänzlich ein.

Caullery und Giard geben in ihrer Mitteilung keine hydrographischen Daten, aber einem Schreiben Giards, das durch eine „vorläufige Mitteilung" von mir veranlasst war, kann

ich entnehmen, dass auch in der Strasse von Calais, in der Nähe von Boulogne, die Fundstellen im Winter von Eis überzogen werden. Also auch hier walten Bedingungen ob, wie sie für das Süsswasser die Regel sind.

Ganz anders liegen die Verhältnisse dagegen in Neapel. Hier, wo kein strenger Winter die Lebensbedingungen ungünstig beeinflusst, wo keine grundlegende Veränderung des Mediums Einschränkung oder gar Sistierung des Stoffwechsels erfordert, wäre die periodische Bildung von Winterknospen als eine notwendige Anpassung an die Umgebung kaum zu verstehen. Und in der Tat verhält sich das Tier unter der südlichen Sonne Neapels ganz anders als unter den rauhen Klimaten der oben beschriebenen Standorte. Mit ungemindertem Stoffwechsel lebt die Clavellina in der gleichen Form Sommer wie Winter in Neapel: die Winterknospenbildung unterbleibt. Hat doch Driesch im Herbst wie im Winter in der Neapeler zoologischen Station seine Experimente mit „gesund aussehenden" Tieren angestellt.

In meiner „vorläufigen Mitteilung" habe ich bereits die Ansicht geäussert, dass die Winterknospen identisch sein möchten mit den von Driesch im Laboratorium beobachteten Endstadien der Involution.

Ein näherer Vergleich einer bereits in der Entwicklung begriffenen Winterknospe mit einem von Driesch mikrotomierten Objekt wird die Notwendigkeit einer völligen Identifizierung der beiden Gebilde erhärten.

Driesch gibt an: „Bei einem sehr lange ruhenden Objekte, das erst 35 Tage nach der Operation geschnitten war, war jeder Schnitt von einer parenchymartigen Masse isolierter oder zu kleinen Paketen zusammengeballter Zellen erfüllt, und von eigentlicher Organisation zeigte sich nur, sehr weit seitlich, ein kommunizierendes System feiner epithelialer Röhren; fast schien es so, als seien diese auch noch zur Auflösung bestimmt gewesen, es lässt sich darüber aber natürlich nichts Sicheres aussagen, nnd sie möchten wohl auch bis zum Eintritt der Verjüngung in ihrem Stadium verharrt haben oder wohl gar schon erste Zeichen einer Neugestaltung gewesen sein."

Dieselben Worte, die Driesch bei der Beschreibung seines Reduktionsgebildes gebraucht, könnte ich bei der Beschreibung einer bereits in der Entwicklung begriffenen Winterknospe anwenden. Drei Punkte sind dabei besonders augenfällig: dass es sich bei diesem Objekt um eine in der Entwicklung begriffene Knospe handelt, wird höchst plausibel durch Drieschs Bemerkung, das Objekt habe sehr lange geruht; ferner: die von Driesch beschriebenen „parenchymartigen" Massen von Zellen fehlen auf keinem Schnitt durch eine Winterknospe; drittens: das sehr weit seitlich liegende System epithelialer Röhrchen ist eine ganz charakteristische Erscheinung bei sich entwickelnden Winterknospen.

Die seitliche Lage dieser Röhrchen macht die in einem Fall von mir beobachtete Entstehung aus dem Knospenepithel wahrscheinlich, während sie die Herleitung von einem — übrigens in Drieschs Objekt auch nicht vorhandenen — nach Seeliger bei den Sommerknospen wohl stets in der Mitte gelegenen „Stoloseptum" so gut wie ausschliesst.

Es tritt die Frage auf, ob die Tiere jederzeit auf ungünstige Bedingungen mit der Bildung dieser Dauerknospen reagieren können, oder ob sie vielleicht nur der Eintritt des Winters, der mit seinem veränderten Einfluss auf das physikalisch-chemische Verhalten des Mediums in der freien Natur zu diesem Vorgang Veranlassung ist, dazu befähigt.

Schon die Tatsache, dass Driesch die Versuche nur im Winter bezw. Herbst glückten, führte mich zu der Annahme das eine Prädisposition zur Dauerknospenbildung nur im Winter vorhanden sei.

Driesch sieht allerdings die Schuld am Misslingen seiner im Sommer angestellten Experimente in der Hinfälligkeit der, Tiere in dieser Jahreszeit wegen der Geschlechtsreife. Doch eigene Erfahrungen von mir stehen damit in Widerspruch; ich konnte vielfach beobachten, dass gerade kräftige geschlechtsreife Tiere sich im Aquarium aussergewöhnlich lange gesund erhalten. Zur Klärung dieses Zwiespaltes suchte ich mir deshalb durch Experimente einige Klarheit über diese Frage zu verschaffen:

Die hervorstechendsten physikalischen und chemischen Veränderungen, die an dem von mir besuchten norwegischen Fundorte mit dem Eintritt des Winters sich einstellten, waren einer-

seits die Herabsetzung der Temperatur, andererseits das Verdrängen des Sauerstoffs durch Schwefelwasserstoff. Damit war für mich die Versuchsanordnung gegeben: eine Reihe von Individuen der Clavellina suchte ich im Sommer durch Vergiftung mit Schwefelwasserstoff in verschiedenster Konzentration, eine andere durch Abkühlung in Kältemischungen, eine dritte schliesslich durch Kombination dieser beiden Faktoren zur Winterknospenbildung zu veranlassen. Alle diese Versuche fielen negativ aus. Die Tiere lebten längere oder kürzere Zeit in den Versuchsgläschen, kein Exemplar aber reagierte in der gewünschten Weise mit Bildung einer Winterknospe.

In der Hinfälligkeit der Tiere um diese Zeit der Geschlechtsreife konnte ich, wie erwähnt, den Grund nicht erblicken; andererseits hatte ich — zumindest in den extremen Fällen der Abkühlung und der Vergiftung — Bedingungen geschaffen, in denen die Tiere auf die Dauer nicht hätten vegetieren können. So erblicke ich denn den Grund für das Ausbleiben der geforderten Reaktion in der tatsächlichen Unfähigkeit der Tiere, im Sommer in dieser Weise zu reagieren. Der Winter hat diese Fähigkeit herangezüchtet, und nur im Winter kann sie sich äussern.

Es besteht somit die Möglichkeit, dass ein und dasselbe Tier nur zu einer bestimmten Jahreszeit diese Fähigkeit der Winterknospenbildung hat, oder aber — und diese ist vielleicht die wahrscheinlichere —, dass sie nur einer im Herbst auftretenden Generation zukommt, während sie den sommerlichen Generationen abgeht.

Es bliebe die Frage noch zu erörtern, was die Clavellina, die der Neapeler Winter nicht zur Dauerknospenbildung veranlassen kann, unter den im Aquarium herrschenden ungünstigen Bedingungen hierzu bringt. Ich sehe hierin die im allgemeinen latent bleibende Fähigkeit eines Tieres, das sich diese Reaktionsweise aus einer Heimat mit rauheren Wintern mitgebracht und bewahrt hat.

b) Morphologische Bedeutung.

Es ist nicht möglich, über diesen eigenartigen Knospenvorgang zu handeln, ohne auf die theoretische Bedeutung dieses Falles etwas näher einzugehen.

Mensenchym und Ektoderm des Muttertieres sind allein für sich befähigt, durch Knospung ein junges Tier zu erzeugen. Wie verhält sich dieser Befund zu unserer Anschauung von der Entwicklung, insbesondere zu der Lehre von der Homologie der Keimblätter?

Welches Gewicht diese von der geschlechtlichen Fortpflanzung gewonnene auf die ungeschlechtliche direkt übertragene Lehre hatte, tritt wohl am deutlichsten in einer Arbeit Verworns zutage. Es handelte sich darum, ob die Statoblasten der Bryozoen als innere Knospen oder als Eier aufzufassen seien. Wiewohl nach Allmans Vorgang alle Forscher sie übereinstimmend als Knospen aus dem Funiculus hervorgehen liessen, kam Verworn zu dem entgegengesetzten Schluss. Er führte aus: „Da der Funiculus, aus dem sich der Statoblast bildet, nur ein Keimblatt enthält, kann von einer Knospennatur der Statoblasten nicht die Rede sein, vorausgesetzt, dass sich die Bildung der Statoblasten so verhält, wie die meisten Beobachter angeben, d. h. wenn dieselben nur aus einem Zellaggregat des Funiculus hervorgehen.“

Auch Korschelt und Heider stehen in ihrem Lehrbuche auf gleichem Boden, wenn sie auch nicht, wie Verworn, diesen Satz zu Deduktionsschlüssen verwerten. Sie sagen: „Wenngleich der Satz, dass alle wichtigeren Organe in der Knospe resp. im Stolo sich von den entsprechenden Organen des Muttertieres durch Abschnürung herleiten, noch weit entfernt ist, durch die bis jetzt vorliegende Literatur über Knospung der Tunicaten gestützt zu werden, so fehlt es doch nicht an mannigfachen Angaben, welche darauf hinweisen, dass die Lösung der Frage nach der Herkunft der Organe in den Knospen nach dieser Richtung zu suchen sein dürfte.“ Und ferner: „Diese Angaben, denen allerdings viele gegenteilige gegenüberstehen, deuten darauf hin, dass in der Knospe keins der wichtigeren Organe neu angelegt wird, sondern dass alle wichtigeren Organanlagen aus dem Muttertiere in den Stolo und in die Knospe übergehen, während wirkliche Neubildung von Organanlagen nur im Embryo stattfindet. — Eine Ausnahme von dieser Regel würde am ehesten für das Nervensystem als wahrscheinlich zu bezeichnen sein. Da wir wissen, dass das Gehirn der Ascidien nach Exstirpation regeneriert wird, so ist die Möglichkeit zuzugeben, dass es auch in den

Knospen durch Neubildung, aber wahrscheinlich immer nur vom Ektoderm aus, hervorgeht."

Nicht nur die Annahme, dass die hauptsächlichsten Organanlagen vom Muttertiere in die Knospe übergingen und Neubildung solcher Organe in der Knospe nicht stattfände, auch die, dass nur Ektoderm normaliter ektodermal Angelegtes wieder erzeugen könne, sollte durch eine Reihe von Arbeiten auf dem Gebiete der Tunicatenknospung widerlegt werden.

So entsteht z. B. bei Botryllus die Peribranchialwand der Larve ektodermal; da sich von ihr die innere Blase der Knospenanlage ableitet, besteht diese ausschliesslich aus ektodermalen und mesodermalen Elementen, eine Schicht, die sich auf das Entoderm des Muttertieres zurückführen liesse, fehlt (Kowalevsky, Lefevre, van Beneden und Julin, Hjort, Willey, Seeliger, im Gegensatz dazu della Valle). Im Gegensatz zu Botryllus entstammt bei Amaroecium nach Kowalevsky die innere Knospenschicht dem Entoderm. Dies ist aber in diesem Falle befähigt, Organe, die bei der typischen Entwicklung aus dem Ei vom Ektoderm aus entstehen, wie Peribranchialsäcke und Nervensystem, zu erzeugen.

Was schliesslich die Sommerknospenbildung von Clavellina betrifft, so ist nach Seeligers eingehenden Untersuchungen kein Zweifel, dass bei der Organogenese auch hier ein anderer Weg eingeschlagen wird als bei der direkten Entwicklung aus dem Ei. Denn wenn auch im einzelnen die Schichten der Knospe noch nicht auf bestimmte Organe des Muttertieres zurückgeführt werden können wegen der Unbestimmtheit der Ableitung des Stoloseptums von einem bestimmten mütterlichen Organ, soviel steht fest, dass die Keimblätter bei Muttertier und Knospe sich in ganz verschiedener Weise am Aufbau des Organismus beteiligen: Entsteht, wie man allgemein annimmt, das Stoloseptum von einem entodermal angelegten mütterlichen Organ, so muss man zugeben, dass diese entodermale Bildung zur Anlage von Nervensystem und Peribranchialsäcken befähigt ist, die sonst ektodermal entstehen; führt man das Stoloseptum auf Ektoderm zurück, so fehlt, wie bei Botryllus, die Beteiligung des Entoderms; dasselbe wäre der Fall, wollte man das Septum als mesodermale Differenzierung auffassen. Wie bemerkt, liegen direkte sichere Beobachtungen über Entstehung der stolonialen

Scheidewand kaum vor. Van Beneden und Julin lassen sie als eine Fortsetzung des Epicards auftreten, während Seeliger zu der Überzeugnng gelangte, dass sie sich vom Pericard des Muttertieres ableite. Im ganzen drückt sich Seeliger über das Septum mit aller Zurückhaltung aus, wenn er sagt: „Das Septum besteht, wie zuerst Kowalevsky bei Perophora erkannt hat, aus zwei mehr oder minder dicht aneinandergelagerten epithelialen Lamellen“ . . . „Das Epithel wird allgemein, und wohl mit Recht, als entodermal angesehen, so dass am Aufbau des Stolos sich alle drei Keimblätter beteiligen.“ „Allerdings ist bisher in keinem einzigen Falle der Zusammenhang des Stoloseptums mit einem bestimmten Organ des Embryozooids sicher erkannt worden.“

Als letzten krassen Fall erinnere ich noch einmal an die Entwicklung der Winterknospe der Clavellina, bei der die Beteiligung eines Entoderms vollkommen fehlt.

Auch wenn man von den Regenerationserscheinungen vollkommen absieht — ich erinnere nur an die Regeneration der Linse der Tritonen von der Retina aus — (Colucci, Müller, von Wagner, Schultze, Wolff, Rievel, Morgan u. a.) und die geringe Zahl von Beobachtungen, die bei der Entwicklung aus dem Ei Abweichungen vom Schema in der Organogenese zutage förderten (Heymons, Friederichs), einstweilen unberücksichtigt lässt, bleiben hinreichend Tatsachen bestehen, die die alte strenge Keimblätterlehre zumindest von den Vorgängen bei der ungeschlechtlichen Vermehrung für eine grosse Anzahl von Fällen ausschliesst. Diesem Umstand hat Heider selbst schon Rechnung getragen, indem er am Schluss seines Aufsatzes sagt: „Wir waren vielleicht voreilig, wenn wir die Voraussetzungen der Keimblätterlehre, welche in dem Bereiche der embryonalen Entwicklung (der direkten oder typischen, wie Roux sie nennt) gewonnen wurden, ohne weiteres auf die atypische oder indirekte Entwicklung (Knospung, Teilung, Regeneration etc.) anwenden zu können glaubten. Beschränken wir die Keimblätterlehre auf das Gebiet, für welches sie zuerst aufgestellt wurde, das der Entwicklung aus dem Eie!“

Der Begriff der Keimblätter sowohl, wie der der Keimblätterlehre ist leider in der zoologischen Literatur kein eindeutiger. Auch von den Forschern, die sich in der letzten Zeit

um die Klärung dieser Begriffe bemüht haben, ist der Begriff des Keimblattes von dem der Homologie nicht immer scharf getrennt worden.

Wenn Beobachtungen ergeben, dass ein Organ in einem Falle z. B. statt vom Ektoderm vom Entoderm gebildet wird, so sagen wir doch nicht: das Organ stammt nicht von einem Keimblatt, sondern wir sprechen davon, dass sich dieser Fall mit der Lehre von der Homologie der Keimblätter nicht vertrüge. Wir sind also nicht berechtigt, dem Begriff des Keimblattes den der Homologie zu subsummieren, vielmehr müssen wir die Möglichkeit haben, wenn wir von homologen Keimblättern reden, uns diese auch als nicht homolog vorzustellen. Die Ablehnung der rein topographischen Bestimmung des Begriffes „Keimblatt" durch Braem, Heider und auch Schultze ist wohl in dem Bestreben zu suchen, den Begriff der Homologie mit dem des Keimblattes zu verbinden.

Während Braem nur an eine Analogie der Keimblätter glaubt, in dem Sinne, dass er den verschieden gelagerten Zellgruppen im Keime eine bestimmte physiologische, prospektive Bedeutung gibt, glaubt Heider unter dem Begriff der Homologie der Keimblätter ausserdem noch die Zurückführung der Keimblätter auf einen gleichen Typus der Entwicklung verstehen zu sollen.

Sehen wir hier schon das Wort „Homologie" in der verschiedensten Weise angewendet, so verwirrt sich der Begriff noch mehr, wenn wir einen Blick auf den Gebrauch des Wortes in der vergleichenden Anatomie werfen. Hier hat sich eigentlich nur ein Gegensatz zu dem Begriffe „homolog" ausgebildet: „analog". Während wir „analog" physiologisch gleichwertige Organe nennen, wird die morphologische und genetische Gleichwertigkeit als „homolog" bezeichnet. Ja man verzichtet wohl auch auf die Forderung, dass die Gebilde isomorph sein sollen, die Isogenese genügt vielen zur Homologisierung. Und umgekehrt, heterogenetische, aber isomorphe und analoge Organe werden auch schon homolog gesetzt. So sagt Seeliger: „Da sich aber ein entodermaler Anteil im embryonalen Peribranchialraum nicht findet, besteht in der Tat die Alternative, die van Beneden als undenkbar hinstellte: Entweder sind die Peribranchialräume in den durch Knospung und aus befruchteten Eiern entstandenen

Individuen einander nicht homolog, oder es kann ein Organ entodermalen Ursprungs einem solchen homolog sein, das aus dem Ektoderm sich bildet. Genau das gleiche gilt auch für das Nervensystem, das da und dort verschieden entsteht, entweder aus dem inneren Knospenblatt oder aus dem äusseren Keimblatt des Embryos." . . . . . „Die erste Möglichkeit, dass das Nervensystem und die Peribranchialräume aller Ascidien und im besonderen der Oozooide und der von ihnen abstammenden Blastozooide derselben Spezies nicht homolog sein könnten, wird meines Erachtens kaum ernstlich erwogen werden können. Denn beide Gebilde stimmen in ihrem gesamten histologischen und anatomischen Verhalten bei den geschlechtlich und ungeschlechtlich entstandenen Generationen bis in alle Einzelheiten überein, und wollte man ihre Homologie in Abrede stellen, so wüsste ich in der Tat nicht, wie man den Begriff „homolog" definieren sollte, wenn er dann noch anwendbar bleiben soll.

Danach muss man sich also wohl verstehen, Homologien anzunehmen, auch wenn in der ontogenetischen Entwicklung das betreffende Organ nicht immer und überall auf die gleiche Weise entsteht, sondern wie das Nervensystem und die Peribranchialwände in den Knospen entodermal, im Embryo ektodermal sich bilden."

Wie auch Heider angibt, war aber bisher „für die Feststellung der Homologien die gleiche Art der Entstehung das erste und wesentlichste Kriterium".

Doch auch O. Hertwig (1906) verwirft die Subsummierung des Begriffes der Isogenese unter den der Homologie. Nach ihm ist „Homologie" nur ein relativer Begriff: man kann von grösserer und geringerer Homologie sprechen. In diesem Fall aber dürfte „homolog" nichts anderes bedeuten als ähnlich, und wir wären dann der Deutlichkeit halber gezwungen, morphologische und physiologische Ähnlichkeiten zu unterscheiden, die wiederum durch Isogenese oder aber durch Konvergenz hervorgerufen sein könnten.

Den Begriff des Homologen in einer Fassung, die das Moment der Isogenese einschliesst, können wir füglich nicht in dem Seeligerschen Beispiel anwenden. Entkleiden wir den Begriff dieses Momentes, so wird er — ohnedies schon durch seine Vielbedeutsamkeit bedeutungslos — völlig verwaschen. Das

Wort täuscht dann die Kenntnis einer Beziehung zwischen den homologisierten Dingen vor, die tatsächlich nicht besteht.

Wir tun daher wohl gut, das Wort „Homologie“ zumindest bei der Knospung ganz zu vermeiden, wir entgehen jedem Missverständnis, wenn wir die Organe der Mutter und des durch Knospung entstandenen Individuums vergleichend als isomorph und analog, aber heterogenetisch bezeichnen. Die Lehre aber von der Isogenese der Organe haben wir nach allem auf die Vorgänge bei der geschlechtlichen Fortpflanzung zu beschränken. Die Zeit wird lehren, ob sie da in allen Fällen zu Recht besteht.

Literaturverzeichnis.

1. 1907 Albrecht, E.: Zellular-Pathologie. Frankfurter Zeitschrift für Pathologie.
2. 1871—72 Allman, G. J.: A monograph of the Gymnoblastic or Turbularian Hydroids. Ray Soc.
3. 1891 Barfurth, D.: Regeneration und Involution. Erg. f. Anat. u. Entw., Bd. I u. ff.
4. 1893 Derselbe: Experimentelle Untersuchungen über d. Regeneration d. Keimblätter b. d. Amphibien. In: Anat. Hefte, 1. Abt., 3. Bd.
5. 1887 Beneden, E. van et Julin, Ch.: Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Arch. biol., Tom. 6.
6. 1896 Bonnevie, Kr.: Om Knopskydningen hos Distaplia magnilarva og Pyrosoma elegans. Norske Nordhavsexp., Christiania.
7. 1888 Braem, F.: Untersuchungen über d. Bryozoen des süssen Wassers. Zool. Anz., 11. Jahrg., No. 288 und 289.
8. 1889 Derselbe: Über die Statoblastenbildung bei Plumatella. Zool. Anz., 12. Jahrg.
9. 1889 Derselbe: Die Entwicklung der Bryozoenkolonie im keimenden Statoblasten. Zool. Anz., 12. Jahrg., p. 676.
10. 1894 Derselbe: Über die Knospung der mehrschichtigen Tiere, insbesondere der Hydroiden. Biol. Centralblatt, Bd. XIV.
11. 1895 Derselbe: Was ist ein Keimblatt? Biol. Centralblatt, Bd. XV.
12. 1883 Bülow, G.: Über Teilungs- und Regenerationsvorgänge bei Würmern (Lumbriculus variegatus). Arch. f. Naturgesch., Bd. 49.
13. 1894 Caullery, M.: Sur le bourgeonnement des Diplosomidae et des Didemnidae. Comptes rendues des séances de l'acad., Paris.
14. 1895 Derselbe: Contributions à l'études des Ascidies composées. Bull. sc. Franç. et Belgique 27.

15. 1896 Derselbe u. Giard, A.: Sur l'hibernage de la Clavellina lepadif. Sitzungs-Bericht Acad. Wiss., Paris.

16. 1895 Chun, C.: Atlantis, Biol. Studien über pelag. Organismen. 1. Kap. in: Biblioth. zoolog., Heft 19, pag. 51.

17. 1891 Colucci, V.: Sulla rigenerazione parziale dell' ochio nei Triton. In: Mem. Accad. Bologna 5, T. 1, pag. 39.

18. 1847 Dalyell, I. G.: Rare and remarkable animals of Scottland. London.

19. 1904 Davenport, Ch. B.: Report on the fresh-water bryozoa of the United States. Proc. U. S. nat. Museum 27, pag. 211, Washington.

20. Derselbe: Experim. Morphology, II, pag. 450 ff.

21. 1892 Demade, P.: Le statoblaste des Phylactolémates. In: La Cellule, Band 8.

22. 1881 Della Valle, A.: Nuove contribuzioni alla storia naturale delle Ascidie composte. Atti delle R. Acad. dei Lin., Roma.

23. 1883 Derselbe: Sur le bourgeonnement des Didemnides et Botryllides et sur le type entérocoelien des Ascidies. Arch. Ital. Biol., Tom. 4.

24. 1884 Derselbe: Sul ringiovanimento delle colonie de Diazona violacea. Arch. Ital. Biol., Vol. 5.

25. 1894 Driesch, H.: Analytische Theorie der organ. Entwicklung. Leipzig.

26. 1895 Derselbe: Zur Analyse der Potenzen embryonaler Organzellen. In: Arch. f. Entwicklungsgesch., Bd. 2, pag. 169.

27. 1901 Derselbe: Die organischen Regulationen.

28. 1906 Derselbe: Clavellina lepadiformis. Skizzen zur Restitutionslehre. Roux' Archiv XX, pag. 24.

29. Derselbe: Entwicklungsmechanische Studien I—X. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 53 u. 55.

30. 1902 Derselbe: Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. 6. Die Restitutionen der Clavellina lepadiformis. Roux' Archiv XIV, pag. 247.

31. 1895 Garstang: Budding in Tunicata. Science progress, Vol. III, Mars.

32. 1872 Giard, A.: Recherches sur les Ascidies composées ou Synascidies. Arch. de zool. exp., T. I, Paris.

33. 1886 Goette, A.: Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte von Spongilla fluviatilis. Hamburg u. Leipzig, Zool. Anz.

34. 1881 Haeckel, E.: Metagenesis und Hypogenesis von Aurelia aurita. Jena.

35. 1891 Harmer, G. F.: Origin of embryos in ovicells of Cyclostometous Polyzoa. Proc. Comor. Philos. Soc., Vol. 7, abgedruckt in: Journ. R. Micr., Soc., London.

36. 1891 Derselbe: On the regeneration of last parts in Polyzoa. Rep. Brit. Assoc. Adv. Sc. 60, Meeting at Leeds in Sept. 1891, London.

37. 1893 Hatschek, R.: Über den gegenwärtigen Stand der Keimblättertheorie. Verh. d. D. zool. Ges., Göttingen.

38. 1897 Heider, K.: Ist die Keimblätterlehre erschüttert? Zool. Centralblatt, IV. Jahrg., No. 22, pag. 725 ff.

39. 1907 Helland-Hansen, B.: De norske østerbasiners naturforhold. (Meddelser om østersavlen III.) „Udgivet af selskavet for de norske fiskeriers fremme". Bergen.
40. 1893 Herbst, C.: Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Tiere. Teil I in: Mitteilungen zool. Stat., Neapel, Bd. II, pag. 136.
41. 1880 Hertwig, O. u. R.: Die Aktinien. Jen. Zeitschr., Bd. XIV, pag. 69 ff.
42. 1906 Hertwig, O.: Über die Stellung der vergleichenden Entwicklungslehre zur vergleichenden Anatomie, zur Systematik und Deszendenztheorie. In: Handbuch der vergl. und exp. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. III, 3. Teil, Jena.
43. 1895 Heymons, R.: Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung. Jena, VIII, pag. 136.
44. 1897 Derselbe: Entwicklungsgeschichte, Untersuchungen an Lepisma saccharina. In: Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. 62, pag. 583.
45. Hjort, J.: Beitrag zur Keimblätterlehre und Entwicklungsmechanik der Ascidienknospung. Anat. Anz., Bd. 10, No. 7, pag. 215—229.
46. Derselbe u. Bonnevie: Über die Knospung von Distaplia magnilarva. Anat. Anz., Bd. 10, No. 12, pag. 389—394.
47. 1892 Dieselben: Zum Entwicklungscyclus der zusammengesetzten Ascidien. Zool. Anz., 15. Jahrg., pag. 328.
48. 1896 Dieselben: Den norske Nordhavs-expedition 1876—78. Keimbladstudier paa grundlag af Ascidiernes udvikling. Zoologie, Christiania.
49. Huitfeldt, H.-Haas: Synascidiae.
50. 1885 Jung, E.: Sur l'influence des milieux physico-chimiques sur le développement des animaux. Arch. Sc. Physiq., nat., Genève, Tom. 14.
51. 1887 Kafka, J.: Die Süsswasserbryozoen Böhmens. Prag.
52. Knowlton, F. P.: Siehe Sillie, F. R. and Knowlton.
53. 1846 Kölliker u. Löwig: Annales des sciences nat. III.
54. 1907 Korschelt, E.: Regeneration und Transplantation. Gustav Fischer. Jena.
55. 1890—94 Derselbe und Heider, K.: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena.
56. 1874 Kowalevsky, A.: Über die Knospung der Ascidien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 10.
57. 1874 Derselbe: Sur le bourgeonnement du Perophora Listeri. Revue des Sciences naturelles, Montpellier.
58. 1870 Derselbe: Schriften d. Naturforschergesellsch. zu Kiew. Bd. I, pag. 85.
59. 1886—87 Kraepelin, K.: Über die Phylogenie und Ontogenie der Süsswasserbryozoen. Tagebl. d. 59. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte zu Berlin, 1886. Biol. Centralblatt, Bd. 6.
60. 1887, 1892 Derselbe: Die deutschen Süsswasserbryozoen. Abh. d. naturwiss. Vereins Hamburg. T. I, Bd. 10, T. II, Bd. 12.

61. 1852 Krohn, A.: Über die Erscheinungen bei der Fortpflanzung von Syllis prolifera u. Autol. prol. Arch. f. Naturgesch., Bd. 18.
62. 1869 Derselbe: Über die Fortpflanzungsverhältnisse bei den Botrylliden. Arch. f. Naturgesch., Bd. 35, pag. 190.
63. 1892 Lang, A.: Über die Knospung bei Hydra und einigen Hydroidpolypen. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. 54, 39, p. 365.
64. 1898 Lefevre: Budding in Perophora. In: Journ. morphol., Boston, Vol. 14, pag. 367—424, T. 29—32.
65. Derselbe: Budding in Clavelinidae. Science 2, Vol. 5, pag. 433—434.
66. Derselbe: Budding in Ecteinascidia. Anat. Anz., Bd. 13, pag. 473—483.
67. 1897 Lillie, F. R. and Knowlton, F. P.: On the effect of temperature on the development of animals. Zool. Bull., Bd. 1.
68. 1883 Lendenfeld, R. v.: Über eine eigentümliche Art der Sprossenbildung bei Campanulariden. Zool. Anz., 6. Jahrg.
69. 1863 Leuckart, R.: Die menschlichen Parasiten etc. Leipzig und Heidelberg.
70. 1891—92 Loeb, Jacq.: Untersuchungen z. physiol. Morph. d. Tiere, I und II. Würzburg.
71. 1895 Derselbe: Untersuchungen über d. physiol. Wirkungen des Sauerstoffmangels. Pflügers Arch., Bd. 62.
72. 1884 Marshall, W.: Vorl. Bemerkungen über d. Fortpflanzungsverhältnisse von Spongilla lacustris. Sitz.-Ber. Nat. Ges., Leipzig, 11. Jahrg.
73. Metschnikoff, E.: Über die Larven und Knospen von Botryllus. Mélanges biologiques de Bulletin de l'acad. d. Sc. d. St. Petersburg, T. VI, p. 719.
74. 1839 Milne Edwards: Observations sur les Ascidies composées des côtes de la Manche. pag. 259.
75. 1904 Morgan, T. F.: Germ-Layers and Regeneration. Arch. Entwicklungsmech. 18, pag. 261.
76. 1896 Müller, E.: Über die Regeneration der Augenlinse nach Exstirpation derselben bei Triton. In: Arch. f. mikr. Anat., Bd. 47.
77. 1868 Nitsche, H.: Beiträge zur Anatomie u. Entwicklungsgesch. d. phylactolaemalen Süsswasserbryozoen. Arch. f. Anat. u. Phys.
78 1871 Derselbe: Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 21.
79. Oka: Über d. Knospung d. Botylliden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LIV.
80. 1898 Peebles, Fl.: The effect of temperature on the regeneration of Hydra. Zool. Bull., Bd. 2.
81. 1900 Derselbe: Experiments on regeneration and on grafting of Hydrozoa. Arch. f. Entwicklungsgesch., Bd. 10.
82. 1893 Pizon: Histoire de la blastogénèse chez les Botryllidés. Ann. sciences nat.
83. 1883 Rauber, A.: Ozeanversuche an Embryonen und Erwachsenen. Sitz.-Ber. d Naturf. Ges., Leipzig.

84. 1880 Reinhard, W.: Zur Kenntnis der Süsswasserbryozoen. Zool. Anz., 3. Jahrg.

85. 1896 Rievel, H.: Die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden. In: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 62, pag. 28

86. Ritter: On Budding in Goodsiria an Pherophora. Anat. Anz., Bd. 10, No. 11, pag. 364—368.

87. 1893 Roux, W.: Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen. In: Anat. Hefte, Ges. Abh. Bd. II, No. 27, pag. 841.

88. 1893 Derselbe: Ziele und Wege d. Entwicklungsmechanik. In: Merkel-Bonnets Ergebn. Anat. und Entwicklungsgesch., Ges. Abh. Bd. II, No. 15, pag. 94.

89. 1892 Derselbe: Über das entwicklungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen. In: Verh. anat. Ges., Ges. Abh. II, No. 26, pag. 811.

90. 1888 Über d. künstl. Hervorbringung halber Embryonen etc. In: Virchows Arch., Bd. 114, Ges. Abh. II, No. 22, pag. 459.

91. Derselbe: Einleitung zum Arch. für Entwicklungsmechanik. Bd. I, pag. 15 ff.

92. 1897 Derselbe: Für unser Programm und seine Verwirklichung. Arch. für Entwicklungsmech., Bd. 5.

93. 1901 Derselbe: „Regeneration".

94. 1893 Salensky: Morphologische Studien an Tunicaten. II. Über die Metamorphose der Distaplia magnilarva. Morphol. Jahrb., Bd. 20, H. 4, pag. 449.

95. 1870 Schneider, A.: Zur Entwicklungsgeschichte der Aurelia aurita. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 6.

96. 1900 Schultze, L. S.: Die Regeneration des Ganglions von Ciona intestinalis L. und über das Verhältnis der Regeneration und Knospung zur Keimblätterlehre. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 33, neue Folge Bd. 26.

97. 1894 Schultze, M.: Über die Fortpflanzung durch Teilung bei Nais proboscidea. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 15, 1.

98. 1863 Schultze, F. E.: Über die Struktur des Tunicatenmantels und sein Verhalten im polarisierten Licht. Zeitschr. f. wiss. Zool., XII.

99. 1877 Derselbe: Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. B. Mitteilg. d. Familie d. Chondraidae, mit Tafel VIII u. IX. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 29.

100. 1879 Derselbe: Über die Bildung freischwebender Brutknospen bei einer Spongie, Halisarca lobularis. Zool. Anz., 2. Jahrg.

101. 1894 Seeliger, O.: Über das Verhalten d. Keimblätter bei d. Knospung d. Coelenteraten. In: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 58, pag. 152.

102. 1882 Derselbe: Zur Entwicklung der Ascidien. Eibildung u. Knospung von Clavellina lepardiformis. Sitz.-Ber. Acad. Wien 85, Bd. I.

103. 1890 Derselbe: Bemerkungen zur Knospenentwicklung der Bryozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 50.

104. 1896 Derselbe: Natur und allgemeine Auffassung d. Knospenfortpflanzung der Metazoen. In: Verhandl. Deutsch. zool. Ges., VI, Bonn, pag. 25—59, 27. Textfig.
105. Derselbe: Bronn, Klassen u. Ordn. d. Tierreichs, pag. 1052.
106. Derselbe: Bronn, Klassen u. Ordn. d. Tierreichs, pag. 979.
107. Derselbe: Bronn, Klassen u. Ordn. d. Tierreichs, pag. 921.
108. Szily, A. v.: Histogenetische Untersuchungen, I. Teil. In: Anat. Hefte (Merkel und Bonnet), Heft 100, Bd. 33, H. 2, pag. 225—313, mit Taf. 14—25.
109. 1888 Topsent: Gemmules of Silicispongiae. Abstr. Journ. R. micr. Soc., London, pag. 596.
110. 1885 Ulianin: Über d. Metamorphose d. Distaplia. Zool. Anz. VIII, pag. 43.
111. 1888 Verworn, M.: Beiträge zur Kentnis der Süsswasserbryozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 46.
112. 1893 Wagner, F. v.: Einige Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration. In: Biol. Zentralbl., Bd. 13, pag. 287—296.
113. 1895 Derselbe: Einige Bemerkungen zu O. Hertwigs Entwicklungstheorie. Biol. Centralbl., Bd. 15.
114. 1897 Derselbe: Zwei Worte zur Kenntnis d. Regeneration des Vorderdarmes bei Lumbriculus. In: Zool. Anz., Bd. 20, pag. 69.
115. 1907 Weltner, W.: Spongillenstudien V. Arch. f. Naturgesch., 73. Jahrg., Bd. I, H. 2, pag. 283.
116. 1895 Wolff, G.: Entwicklungsphysiologische Studien. In: Arch. für Entwicklungsmech., Bd. I, pag. 380.

Lebenslauf.

Ich, Heinz Kerb, evangelischer Konfession, wurde am 7. August 1883 als Sohn des Kaufmanns Moriz Kerb zu Berlin geboren. Ich besuchte das Joachimsthalsche Gymnasium, das ich Michaelis 1902 mit dem Zeugnis der Reife verliess. Dann widmete ich mich dem Studium der Naturwissenschaften, zunächst zwei Semester in Göttingen, darauf in Berlin. Ich besuchte Vorlesungen und Kurse folgender Herren Dozenten: Aschkinass, Baumann, Berthold, Boruttau, Branca, Brauer, Busse, Deegener, Dessoir, C. Diels, Ehlers, Engelmann, Engler, Goedeckemeyer, O. Hertwig, Heymons, Jaekel, Klein, Kolkwitz, v. Luschan, Menzer, Möbius, Peter, Philippi, Plate, Poll, Rhumbler, v. Richthofen, Riecke, Salkowski, F. E. Schulze, Simon, Sorauer, Verworn, H. Virchow, Wahnschaffe, Wallach, Wittmack, Zuntz. Ferner besuchte ich die biologischen Stationen von Bergen, Helgoland und Neapel.

Meinen besonderen Dank spreche ich Herrn Geheimrat Schulze, dem ich meine zoologische Ausbildung verdanke, und Herrn Geheimrat Hertwig, in dessen Institut ich meine Arbeit machen durfte, sowie den Herren Dr. Deegener und Professor Poll für die mannigfachen Förderungen beim Studium und bei der Abfassung dieser Arbeit aus.

Herzlichen Dank weiss ich auch Herrn Geheimrat Zuntz für seine Anregung zu planktonischen Arbeiten und seine Verwendung beim Kultus- und Landwirtschaftsministerium, die mir ein Reisestipendium und einen Arbeitsplatz in entgegenkommendster Weise gewährten.